

УДК 565.79:551.781.42:551.781.5

## НОВЫЕ ИСКОПАЕМЫЕ МУРАВЬИ ПОДСЕМЕЙСТВА МУРМЕЦИИНАЕ (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) ИЗ ГЕРМАНИИ

© 2012 г. Г. М. Длусский

Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова

e-mail: dlussky@mail.ru

Поступила в редакцию 01.12.2010 г.

Принята к печати 14.01.2011 г.

Описаны два новых ископаемых представителя подсемейства Мурмециинае: *Archimurmech wedmannae* sp. nov. (Мессель, Германия, средний эоцен) и *Prionomurmech wappleri* sp. nov. (Ротт, Германия, поздний олигоцен). Ранее представители рода *Archimurmech* были известны из эоценовых отложений США и Аргентины, а *Prionomurmech* из позднеэоценового балтийского янтаря.

Подсемейство Мурмециинае всегда привлекало внимание мирмекологов, занимавшихся изучением происхождения и эволюции муравьев. Эти муравьи обладают наибольшим числом плезиоморфных признаков по сравнению с представителями других ныне существующих подсемейств, и долгое время рассматривались как формы, наиболее близкие к гипотетическим предкам всего семейства. В современной фауне представители этого подсемейства обитают исключительно в Австралийском регионе и представлены всего двумя родами, но в прошлом их распространение было гораздо шире.

В ходе обработки коллекций ископаемых муравьев в музеях Германии мы обнаружили два новых вида Мурмециинае, которые описываются ниже. Как будет показано, эти находки расширяют наши представления об истории этого подсемейства.

Пользуюсь случаем высказать благодарность С. Ведманн (S. Wedmann, Forschungsstation Grube Messel, Forschungsinstitut Senckenberg, Germany) и Т. Вапплеру (T. Wappler, Steinmann Institut für Geologie, Mineralogie, Paläontologie, Universität Bonn, Germany) за помощь в получении материала для исследований и изготовление фотографий отпечатков, Д. Арчибальду (D. Archibald, Harvard University, Museum of Comparative Zoology, USA) за присылку фотографий эоценовых Мурмециинае, а также К.С. Перфильевой (Биологический факультет МГУ) за помощь в интерпретации жилкования крыльев. Работа выполнена при финансовой помощи РФФИ (грант № 08-04-00-701).

ПОДСЕМЕЙСТВО МУРМЕЦИИНАЕ EMERY, 1877

Типовой вид — *Murmechia Fabricius*, 1804.

Диагноз (для ископаемых отпечатков). Стебелек из одного или двух члеников. Третий абдоминальный сегмент (постпетиолюс у видов с двучлениковым стебельком или первый брюшной сегмент у видов с одночлениковым стебельком) всегда

меньше четвертого: его длина составляет 45–75%, высота — 50–80% и ширина — 40–80% четвертого. Мандибулы удлинённые, обычно с многими зубцами; длина мандибул составляет 70–125% от длины головы. Антенны 12-члениковые у рабочих и самок и 13-члениковые у самцов. Максиллярные щупики 6-члениковые. Задние голени с двумя шпорами, одна из которых всегда гребенчатая. Коготки с дополнительным зубцом на внутреннем крае. Пигидий простой, выпуклый в профиль. Переднее крыло<sup>1</sup> с замкнутыми ячейками 1 + 2r, 3r, rm, mcs и обычно также cua. Ячейка 3r сравнительно короткая, не длиннее чем 30% от длины крыла. Отрезок 5RS почти прямой. Отрезок 2 + 3RS обычно изогнутый, часто угловатый. Ячейка rm пятиугольная. Ее дистальный угол находится на одном уровне с дистальным углом птеростигмы. Ячейка mcs большая, обычно пятиугольная, иногда шестиугольная. Ее дистальный угол находится на уровне, по крайней мере, первой базальной трети птеростигмы. Поперечная жилка cu-a отходит от M+Cu вблизи разветвления 1M и 1Cu.

Состав. Подсемейство Мурмециинае представлено в современной фауне только двумя родами — *Murmechia Fabricius*, 1804, включающим 90 видов, и монотипичным родом *Nothomurmechia Clarck*, 1934. Представители этих родов обитают только в Австралии и на прилежащих островах (Bolton et al., 2006). Также известно 6 вымерших родов: *Archimurmech Cockerell*, 1923 (три вида, средний эоцен; США, Аргентина), *Avitomurmech Archibald, Cover et Moreau*, 2006 (три вида, ранний эоцен; Канада), *Masabee-murmechia Archibald, Cover et Moreau*, 2006 (один вид, ранний эоцен; Канада), *Murmechiites Archibald, Cover et Moreau*, 2006 (три вида, ранний эоцен; США, Канада), *Prionomurmech Mayr*, 1868 (два вида, поздний эоцен; балтийский янтарь) и *Ypresiomermechia Archibald*,

<sup>1</sup> Принятая номенклатура жилкования обсуждалась в более ранних работах (в частности, Dlussky, 2009).

Cover et Moreau, 2006 (три вида, ранний эоцен; Дания, Канада) (Baroni Urbani, 2000; Длусский, Перфильева, 2003; Archibald et al., 2006). *Cariridris bipetiolata* Brandão et Martins-Neto, 1989 (нижний мел, Бразилия), описанный как *Мургесиинае*, на самом деле принадлежит к семейству *Ampulicidae* (Dlussky, Rasnitsyn, 2003).

**З а м е ч а н и я.** В капитальной работе П. Варда и С. Брэди (Ward, Brady, 2003), посвященной филогении *Мургесиинае*, приводятся 85 альтернативных признаков, по которым современные представители этого подсемейства отличаются от представителей других подсемейств. Однако, для различения отпечатков ископаемых видов *Мургесиинае* и *Poneromorpha* могут быть использованы только три группы признаков: форма и относительные размеры мандибул, соотношение размеров III и IV абдоминальных сегментов и особенности жилкования крыльев.

По нашим данным (измерено 80 экз., относящихся к 42 видам), у современных *Мургесиинае* длина III абдоминального сегмента самок и рабочих особей составляет 45–74%, высота – 50–81% и ширина – 44–80% от длины, высоты и ширины IV сегмента. У *Nothomyrmecia tasgors* длина мандибул составляет 72–80%, а у *Мургесиинае* – 83–125% от длины головы. У всех изученных нами современных *Ponerinae* (измерено 168 экз., относящихся к 77 видам из 19 родов) и *Ectatomminae* (измерено 106 экз., относящихся к 30 видам из 4 родов) длина III абдоминального сегмента всегда больше 75%, высота больше 86% и ширина – больше 84%, чем длина, высота и ширина IV сегмента. Некоторые *Ponerinae* имеют длинные линейные или узко треугольные мандибулы (более 75% от длины головы), но у всех этих муравьев длина III абдоминального сегмента приблизительно равна или больше длины IV сегмента. Среди современных *Poneromorpha* лишь у *Paraponera clavata*, единственного представителя подсемейства *Paraponerinae* (измерено 19 экземпляров), соотношение размеров III и IV абдоминальных сегментов отчасти перекрывается с таковым у *Мургесиинае*: длина III сегмента составляет 82–92%, высота – 77–85% и ширина – 77–88% от длины, высоты и ширины IV сегмента. Однако эти муравьи имеют широкие треугольные мандибулы.

Таким образом, по комбинации этих двух признаков современные *Poneromorpha* и *Мургесиинае* надежно различаются. Ископаемые *Archimyrmex* и *Prionomyrmex* по этим признакам вполне укладываются в пределы изменчивости современных *Мургесиинае* и отличаются от современных *Poneromorpha*. У *Archimyrmex rostratus* длина III сегмента составляет 61–75%, высота – 51–55% и ширина – 50–52% от длины, высоты и ширины IV сегмента. У *Prionomyrmex* эти показатели равны 66–81%, 75–81% и 72–82% соответственно. Представители обоих родов имеют длинные линейные или узко треугольные мандибулы. Однако принадлежность *Avitomyrmex*, *Macabeemyrma* и *Ypresiomyrma* к подсемей-

ству *Мургесиинае* вызывает некоторые сомнения. У этих муравьев перетяжка между III и IV абдоминальными сегментами не выражена. По соотношению III и IV абдоминальных сегментов и относительной длине мандибул эти муравьи занимают промежуточное положение между современными *Мургесиинае* и *Poneromorpha*.

Мы получили от Д. Арчибальда хорошие цифровые фотографии типовых экземпляров представителей этих родов, что позволило сделать измерения. У *Avitomyrmex* длина III абдоминального сегмента варьирует в пределах 60–100% и высота – 69–81% от длины и высоты IV сегмента, а длина мандибул составляет 52–59% от длины головы. У *Macabeemyrma* эти показатели составляют соответственно 72%, 78% и 55%, а у *Ypresiomyrma* – 69–96%, 69–82% и 65–80%. По мнению К.С. Перфильевой (личн. сообщ.), жилкование крыльев этих муравьев также имеет промежуточный характер между *Мургесиинае* и *Poneromorpha*. Следует отметить, что у меловых *Sanapone dentata* Dlussky, 1999 (канадский янтарь, кампан) и *Afropone oculata* Dlussky, Brothers et Rasnitsyn, 2004 (Орапа, Ботсвана, турон) третий абдоминальный сегмент короче четвертого (60% у *S. dentata* и 68% у *A. oculata*). Но при этом они имеют короткие мандибулы (41% и 48% от длины головы соответственно) и, несомненно, относятся к *Poneromorpha*.

#### Род *Archimyrmex* Cockerell, 1923

*Archimyrmex*: Cockerell, 1923, с. 52.

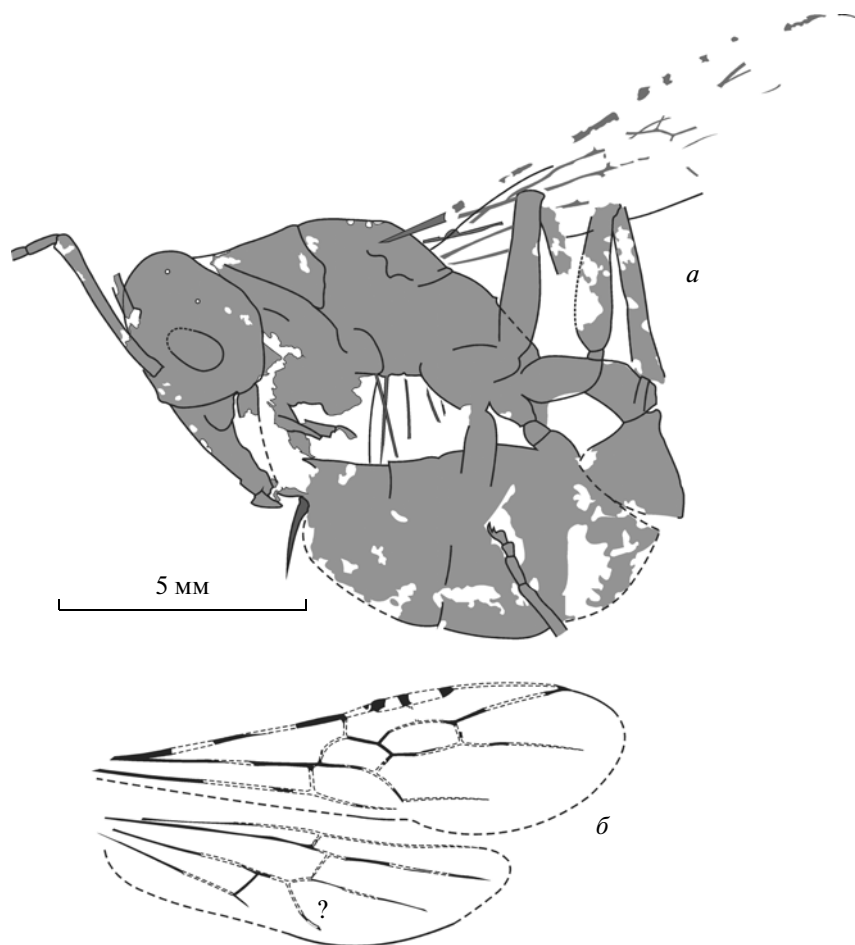
*Ameghinoia*: Viana, Haedo Rossi, 1957, с. 109 (syn. by Dlussky et Perfilieva, 2003, с. 44).

*Polanskiella*: Rossi de Garcia, 1983, с. 17 (syn. by Dlussky et Perfilieva, 2003, с. 43).

**Типовой вид** – *Archimyrmex rostratus* Cockerell, 1923, средний эоцен США.

**Д и а г н о з.** Самка. Крупные стройные муравьи с удлинённой мезосомой и длинными конечностями. Мандибулы длинные, линейные или узко треугольные; жевательный край с редкими грубыми тупыми зубцами и мелкими зубчиками между ними. Петиолюс удлинённый, без узелка или с едва выступающим низким узелком с округленной в профиль верхней поверхностью. Третий абдоминальный (первый брюшной) сегмент колоколовидный, широко прикрепленный к четвертому сегменту. Перетяжка между этими сегментами едва выражена. Отрезок 1RS на переднем крыле отходит от R под острым углом вблизи проксимального края птеростигмы. Отрезок 2 + 3RS равномерно изогнут. Поперечная жилка m-cu параллельна l M. Поперечная жилка cu-a отходит от M + Cu вблизи ячейки mcu проксимальнее отрезка lM на расстояние равное двойной или тройной толщине жилки.

**Видовой состав.** *Archimyrmex rostratus* Cockerell, 1923 (средний эоцен, свита Грин-Ривер, США), *A. piatnitzkii* (Viana et Haedo Rossi, 1957) (средний эоцен, свита Вентана, Рио Пичилеуфу,



**Рис. 1.** *Archimyrmex wedmannae* sp. nov., самка, голотип SMF, Mel.2016: *a* – общий вид отпечатка; *б* – реконструкция жилкования крыльев. Пунктиром отмечены реконструированные жилки; положение поперечной жилки r-rs (обозначена знаком “?”) показано условно, поскольку ее следы не сохранились на отпечатке.

Аргентина), *A. smekali* (Rossi de Garcia, 1983) (средний эоцен, свита Вентана, Рио Лимай, Аргентина) и описанный ниже *A. wedmannae* sp. nov.

**С р а в н е н и е.** Отличается от других родов подсемейства *Myrmecinae* следующей комбинацией признаков: петиолюс удлинённый, без узелка или с едва выступающим низким узелком с округленной в профиль верхней поверхностью; перетяжка между III и IV абдоминальными сегментами слабо выражена.

***Archimyrmex wedmannae* Dlussky, sp. nov.**

**Название вида** в честь палеознтомолога С. Ведманн.

**Голотип** – Forschungsinstitut Senckenberg, Aus-stelle Messel. SMF, Mel.2016, латеральный отпечаток крылатой самки; Германия, Мессель; средний эоцен, ранний лютет, 47 млн. лет (Mertz, Renne, 2005).

**Описание** (рис. 1). Самка. Длина тела около 23 мм. Голова короткая и широкая. Глаза большие, овальные. Скапус длинный, выдается на 1/3 своей длины за затылочный край головы. Мандибулы узко

треугольные, их длина приблизительно равна длине головы. Пронотум удлинённый, его дорсальная поверхность в профиль прямая или слабо вогнутая. Скутум короткий. Проподеум в профиль слабо выпуклый, с маленькими зубчиками. Ноги сравнительно длинные. Метатарзальные коготки с преапикальным зубцом. Петиолюс без узелка; в профиль его дорсальная поверхность слабо выпуклая, а вентральная – слабо вогнутая. Длина третьего абдоминального сегмента немного меньше высоты и составляет 68% от длины четвертого сегмента. Высота третьего абдоминального сегмента составляет 70% высоты четвертого. Жало длинное, хорошо развито. Переднее крыло с замкнутыми ячейками 1 + 2r, 3r, m и msc; ячейка cua не замкнута. Поперечная жилка rs-m расположена дистальнее r-rs. Ячейка m пятиугольная. Отрезок 1RS короче, чем 1M. Дистальный угол m расположен на уровне дистального угла птеростигмы. Ячейка msc пятиугольная.

**Размеры** в мм: длина мезосомы – 7.4, длина головы около 2.8, длина скапуса – 3.4, максимальный диаметр глаза около 1.2, длина переднего крыла – 10.6.

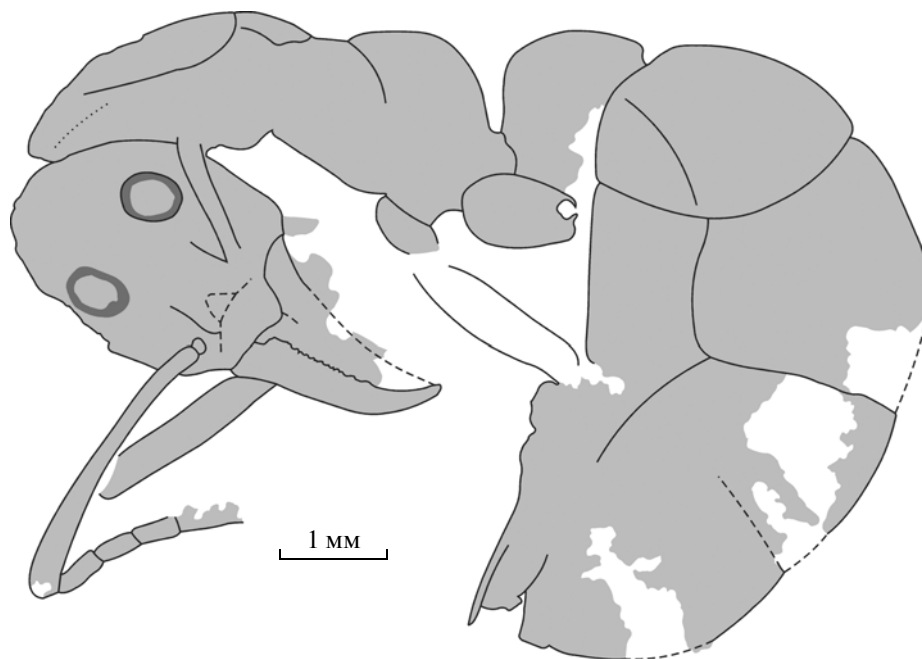


Рис. 2. *Prionomyrmex wappleri* sp. nov., рабочий, голотип Ro A-712.

**С р а в н е н и е.** Новый вид отличается от ранее известных представителей рода, у которых длина мандибул не превышает 70% от длины головы, более длинными мандибулами. Форма петиолюса сходна с *A. smekali*, но у этого вида, помимо более коротких мандибул, мезосома более компактна, а дорсальная поверхность проподеума выпуклая.

**З а м е ч а н и я.** Новый вид полностью соответствует диагнозу рода (Длусский, Перфильева, 2003) по большинству признаков (строение метасомы, жилкование крыльев) за исключением формы мандибул. У ранее известных видов мандибулы короче (59% от длины головы у *A. gostratus* и 70% у *A. smekali*), линейные, с крупными изолированными зубцами на жевательном крае. Мандибулы нового вида узко треугольные и их длина приблизительно равна длине головы. Однако, на наш взгляд, этого отличия недостаточно для описания нового рода.

Ранее представители *Archimyrmex* были известны из среднего эоцена США и Аргентины. Нахождение *A. wedmannae* указывает на то, что в среднем эоцене ареал этого рода был шире и включал также территорию нынешней Европы.

**М а т е р и а л.** Голотип.

#### Род *Prionomyrmex* Mayr, 1868

*Prionomyrmex*: Mayr, 1868, с. 77.

**Типовой вид** — *Prionomyrmex longiceps* Mayr, 1868; поздний эоцен, балтийский янтарь.

**Д и а г н о з** (для ископаемых отпечатков). Рабочий. Крупные стройные муравьи с удлинённой мезосомой и длинными конечностями. Мандибулы длинные, узко треугольные с многочисленными

мелкими зубчиками на жевательном крае. Передний край клипеуса выступает в виде треугольной лопасти. Петиолюс узловидный, без выраженной передней цилиндрической части. Перетяжка между третьим и четвертым абдоминальными сегментами хорошо выражена.

**В и д о в о й с о с т а в.** *Prionomyrmex longiceps* Mayr, 1868, *P. janzeni* Baroni Urbani, 2000 (поздний эоцен, балтийский янтарь) и описанный ниже *P. wappleri* sp. nov.

**С р а в н е н и е.** Отличается от других родов подсемейства *Murmeiinae* следующей комбинацией признаков: петиолюс узловидный; мандибулы узко треугольные с многочисленными мелкими зубчиками; перетяжка между III и IV абдоминальными сегментами хорошо выражена.

**З а м е ч а н и я.** Детальный диагноз рода приведен в работе К. Барони Урбани (Baroni Urbani, 2000). Здесь мы приводим только те признаки, по которым ископаемые отпечатки *Prionomyrmex* можно отличить от отпечатков других описанных родов подсемейства *Murmeiinae*.

#### *Prionomyrmex wappleri* Dlussky, sp. nov.

**Название вида** в честь палеоэнтомолога Т. Вапплера.

**Г о л о т и п** — Institut für Paläontologie, Universität Bonn, Ro A-712, латеральный отпечаток рабочего; Германия, Ротт; поздний олигоцен, аквитан, 29–30 млн. лет (Lutz, 1997).

**О п и с а н и е** (рис. 2). Рабочий. Длина тела 14.6 мм. Длина головы в 1.35 раз больше ширины. Затылочный край равномерно выпуклый, без выра-

женных затылочных углов. Передний край клипеуса выдается в виде треугольной лопасти с округленной вершиной. Глаза коротко овальные, почти круглые, расположены выше середины головы. Длина головы в 4.7 раз больше максимального диаметра глаза. Лобные валики параллельные, короткие, не доходят до нижнего края глаз. Скапус выдается за затылочный край, его длина равна длине головы. Длина первого членика жгутика приблизительно равна длине второго. Длина 1–3 члеников жгутика более чем в два раза больше их толщины. Длина мандибул составляет 72% от длины головы. Промезонотум в профиль равномерно выпуклый, с едва заметным промезонотальным вдавлением. Мезопропodeальное вдавление неглубокое и широкое. Дорсальная и покатая поверхности пропodeума в профиль образуют сильно округленный тупой угол. Дорсальная поверхность петиолюса в профиль более или менее равномерно округленная. Длина III сегмента составляет 76% от длины IV сегмента.

**Размеры** в мм: длина мезосомы – 4.2, длина головы – 2.7, ширина головы – 2.0, длина скапуса – 2.7, длина мандибулы – 1.95, максимальный диаметр глаза – 0.57.

**Сравнение.** Описанные ранее *Prionomyrmex longiceps* и *P. janzeni* очень сходны между собой и отличаются лишь степенью развития отстоящего опушения. От *P. wappleri* они отличаются следующими признаками: вершина лопасти клипеуса приостренная, а не округленная; первый членик жгутика вдвое короче второго; петиолюс в профиль треугольный, с округленной вершиной.

**Замечание.** Ранее ископаемые представители *Myrmeciinae* были известны только из эоценовых отложений. Новая находка свидетельствует, что на территории нынешней Европы они просуществовали, по крайней мере, до позднего олигоцена.

**Материал.** Голотип.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Длусский Г.М.* Новые муравьи (Hymenoptera, Formicidae) из канадского янтаря // Палеонтол. журн. 1999. № 4. С. 73–76.
- Длусский Г.М., Перфильева К.С.* Палеогеновые муравьи рода *Archimyrmex* Cockerell, 1923 (Hymenoptera, Formicidae, Myrmeciinae) // Палеонтол. журн. 2003. № 1. С. 40–49.
- Archibald S.B., Cover S.P., Moreau C.S.* Bulldog ants of the Eocene Okanagan Highlands and history of the subfamily (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 2006. V. 99. № 3. P. 487–523.
- Baroni Urbani C.* Rediscovery of the Baltic amber ant genus *Prionomyrmex* (Hymenoptera, Formicidae) and its taxonomic consequences // Ecl. Geol. Helv. 2000. V. 93. P. 471–480.
- Bolton B., Alpert G., Ward P.S., Nasrecki P.* Bolton's Catalogue of ants of the world. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass. 2006. CD version.
- Brandão C.R., Martins-Neto R., Vulcano V.A.* The earliest known fossil ant (first southern hemisphere Mesozoic record) (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae) // Psyche. 1989. V. 96. № 3–4. P. 195–208.
- Carpenter F.M.* The fossil ants of North America // Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard. Univ. 1930. V. 70. P. 1–66.
- Cockerell T.D.A.* The earliest known Ponerinae ant // Entomologist. 1923. V. 56. № 718. P. 51–52.
- Dlussky G.M.* The ant subfamilies Ponerinae, Cerapachyinae, and Pseudomyrmecinae (Hymenoptera, Formicidae) in the Late Eocene ambers of Europe // Paleontol. J. 2009. V. 43. № 9. P. 1043–1086.
- Dlussky G.M., Brothers D.J., Rasnitsyn A.P.* The first Late Cretaceous ants (Hymenoptera: Formicidae) from southern Africa, with comments on the origin of the Myrmicinae // Insect Syst. and Evol. 2004. V. 35. P. 1–13.
- Dlussky G.M., Rasnitsyn A.P.* Ants (Hymenoptera: Formicidae) of Formation Green River and some other Middle Eocene deposits of North America // Russ. Entomol. J. 2003 (2002). V. 11. № 4. P. 411–436.
- Lutz H.* Taphozönoson terrestrischer Insekten in aquatischen Sedimenten – ein Beitrag zur Rekonstruktion des Paläoenvironments // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 1997. Bd 203. H. 2. S. 173–210.
- Mayr G.L.* Die Ameisen des Baltischen Bernstein // Beitr. Naturk. Preuss. 1868. Bd 1. S. 1–102.
- Mertz D.F., Renne P.R.* A numerical age for the Messel fossil deposit (UNESCO World Heritage Site) derived from <sup>40</sup>Ar/<sup>39</sup>Ar dating on a basaltic rock fragment // Cour. Forsch. Inst. Senckenb. 2005. V. 255. P. 67–75.
- Rossi de Garcia E.* Insetos fosiles en la formation Ventano (Eoceno) provincia de Neuquen // Rev. Assoc. Geol. Argentina. 1983. V. 38. № 1. P. 17–23.
- Rust J., Andersen N.M.* Giant ants from the Paleogene of Denmark with a discussion of the fossil history and early evolution of ants (Hymenoptera: Formicidae) // Zool. J. Linn. Soc. 1999. V. 125. P. 331–348.
- Viana M.J., Haedo Rossi J.A.* Primer hallazgo en el Hemisferio Sur de Formicidae extinguidos y catalogo mundial de los Formicidae fosiles // Ameghiniana. 1957. V. 1. № 1–2. P. 108–113.
- Ward P.S., Brady S.G.* Phylogeny and biogeography of the ant subfamily Myrmeciinae // Invertebr. Syst. 2003. V. 17. P. 361–368.
- Wheeler W.M.* The ants of the Baltic Amber // Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg. 1915. Bd 55. S. 1–142.

## New Fossil Ants of the Subfamily Myrmeciinae (Hymenoptera, Formicidae) from Germany

G. M. Dlussky

Two new fossil members of the subfamily Myrmeciinae are described: *Archimyrmex wedmannae* sp. nov. (Grube Messel, Germany, Middle Eocene) and *Prionomyrmex wappleri* sp. nov. (Rott, Germany, Late Oligocene). Members of the genus *Archimyrmex* were known earlier from Eocene deposits of the United States and Argentina, and members of the genus *Prionomyrmex* were known from Late Eocene Baltic amber.

**Keywords:** ants, Myrmeciinae, *Archimyrmex*, *Prionomyrmex*, new species, Middle Eocene, Late Oligocene.